鸟巢兰属与无喙兰属的蕊柱式样及其在系统发育和分类上的意义*

陈 心 启

(中国科学院植物研究所)

蕊柱是兰科最重要的特征之一。这种雌雄蕊合生而成的柱状体，虽然形态极其多种多样，但其基本结构却是比较一致的，即通常都具药床、蕊喙、侧生柱头、背生雄蕊以及退化雄蕊等附属物。看来，它的形成与进化是通过花丝与花柱的合生，雄蕊数目的减退，以及柱头3个裂片的分化等，逐步实现的。人们在原始的假兰族(Apostasieae)中还可以看到那种半合生、半减退以及未分化的情形，然而在这个族以外的其他类群中，特别是单雄蕊类群中，则很难找到类似的例子。

近年来，作者曾经发表了三个十分原始的新属，即金佛山兰属(Tangtsinia)、梅兰属(Sinorchis)和双蕊兰属(Diplandrorchis)。这是兰科中罕见的几个孑遗类群。它们不仅具有辐射对称或近辐射对称的花被，以及松散、无附属物的花粉团，而且有一个十分原始的蕊柱。本文所要讨论的鸟巢兰属(Neottia)，以及准备从其中分出的无喙兰属(Archineottia)，在某些方面也有类似的情形。所不同的是，它们的蕊柱包括了从十分原始到比较进化的一系列类型。它对于阐明兰科蕊柱及其上器官的进化，是一个很好的例证。值得加以介绍。

一、 蕊柱的结构及其意义

鸟巢兰属(广义)是产于欧亚温带与亚热带山地的一个腐生小属，只有十余种。虽然人们对其中个别种类，如欧洲产的鸟巢兰(N. nidus-avis)比较熟悉，但对其余的种类则很少注意，而后者之中却包括了一些十分有意义的孑遗植物。这个属的体态是比较一致的，所有的种类都具有十分独特的、近鸟巢状的肉质根簇，很容易辨认。其近缘属双蕊兰属也有类似的情况。但若从生殖器官，特别是蕊柱的结构看，在不同种类之间却存在着巨大的差异。下面，我们将此属目前已知种类的蕊柱(包括唇瓣)作一比较，可以看出有如下五种不同的类型:

1. 蕊柱较长，顶端没有药床；花药直立，花丝明显；蕊柱背面具宽的龙骨状脊，直接连于花丝；柱头顶生，向上，无蕊喙。(唇瓣与花瓣一式)(图1—4)

2. 蕊柱较长，顶端没有药床；花药近直立或向前俯倾，花丝极明显；蕊柱背面具宽的龙骨状脊，直接连于花丝，貌似花丝下部刚与花柱合生；柱头顶生，多少向前倾，无蕊喙。(唇瓣近平坦，先端2裂，两裂片近平行或交成锐角)(图5—8)

3. 蕊柱较长，顶端有药床；花药生于药床后缘之内，向前俯倾，无花丝；蕊柱背面具较

* 本文参考了唐进与汪发缵教授的《东亚兰科研究资料》，并承两位老师和秦仁昌教授的指教，作者谨表衷心的谢意。

狭的龙骨状脊，不与花药相连；柱头生于前侧面，内陷；蕊喙巨大，向前斜伸。（唇瓣基部平坦，先端2裂，两裂片近平行或交成锐角）（图9—17）

4. 蕊柱较长，顶端有药床；花药生于药床后缘之内，直立或近直立，无花丝；蕊柱背面具很狭的龙骨状脊，不与花药相连；柱头生于前侧上方，呈唇状伸出，多少2裂；蕊喙巨大，近直立。（唇瓣基部凹陷，稍呈杯状，先端2裂，两裂片向左右伸展）（图18—21）

5. 蕊柱极短，背面无脊，上面的器官几乎抱成一团；花药直立，无花丝；柱头整个变成薄而大的唇状，横矩圆形，直立，包围蕊喙两侧，甚至伸至花药两侧，柱头面位于柱头唇两端的内侧；蕊喙巨大，位于中央，直立。（唇瓣不裂，但明显不同于花瓣）（图22—25）

从这五种类型中，我们可以清楚地看到蕊柱上的主要器官发生了一系列重大的变化。

首先是花丝。我们在前两种类型的蕊柱背部，可以看到有一条粗大的脊，脊的上部和离生的花丝连接在一起。花药就以基部着生于花丝顶端，高举于柱头之上。有趣的是，这条背脊的质地和形状，和花丝几乎是完全一样的，非常象就是花丝下部以一侧贴生于蕊柱上。特别是 Neottia pantlingii（= Archineottia pantlingii）（图5—6），它的花丝离生部分很长，可达蕊柱长度的一半以上，而且下部与蕊柱合生的部分全部浮凸在外，很象两者仅仅靠合在一起。也就是说整条花丝的外形清晰可辨，保留得相当完整。这种情况在兰科中是非常罕见的。据作者所知，即使在假兰族中也没有如此清楚，如此完整。看来这是一种十分原始的特征，很值得我们注意。

可是，在后三种类型中，这种离生的花丝便消失了。同时，在蕊柱顶端出现了药床。蕊柱背面的纵脊也起了很大的变化。在第三、四种类型中变得比较狭窄了，而且由于花药已移至药床之内，它仅仅与药床的后缘相连接。到了第五种类型，这种背脊则几乎完全不见了。

药床的出现是蕊柱进化中的一个重大的飞跃。在整个兰科中，只有最原始的类型才没有药床结构，如假兰族、杓兰族（Cypripedieae）、金佛山兰属、双蕊兰属以及 Stenorrhychus 等。很明显，药床的形成是与适应于昆虫传粉有关的。它能够使花药、蕊喙及柱头处于合适的位置，从而有效地实现异花传粉。同时，它对于雌雄合源的花粉块的形成，也是不可缺少的条件。

其次，柱头情况的变化也是十分显著的。一方面其位置从顶端移向侧面，另一方面从凹陷变为唇形伸出，最终形成薄片状。我们知道，在兰科中顶生柱头仅见于少数原始的类群中，如假兰族、金佛山兰属、双蕊兰属等，而且它们大多数都具有辐射对称或近辐射对称的花被。我们在第一种类型中所看到的情况也是这样。不过，在第二种类型中却出现了特化的唇瓣，它的柱头也略向前方倾斜。有趣的是，这两种类型中，柱头与花药之间未见有任何屏障。在我们剖视的一些花中，常常可以看到花粉团掉落在柱头面上，似乎已经有效地实现自花传粉了。但类似的情况在后三种类型中就比较少见，因为它们的柱头已经相当特化了，在柱头与花药之间已为新的器官——蕊喙所隔开。

蕊喙的出现似乎是突然的。前两种类型完全没有蕊喙，但后三种类型则有一个非常巨大的蕊喙，它高高地伸举于柱头之上，有时几与花药等高。在这两者之间没有看到过渡类型。有趣的是，在没有蕊喙的类型中，有些个体的柱头可以隐约分辨出有3个裂片，其中上裂片略大些。但在有蕊喙的种类中，则柱头都由2个裂片组成。特别是第四、五种类

型中，柱头已变为多少 2 裂的唇形而伸出，可以明显地看到花粉团粘于这两个裂片的内侧。这些例子对于说明蕊喙的来源，亦即从柱头上裂片演变而来这个观点，无疑是很好的佐证。

从上面的说明中可以清楚地看到，蕊柱上的主要器官在从第一种类型到第五种类型中，已经经历了相当大的变化。第一、二种类型的蕊柱是非常原始的。它没有药床和蕊喙，花丝和花柱的结合似乎是刚刚开始。而在第五种类型中，则是相当进化，相当精巧复杂了。在这里，我们看到整个兰科蕊柱进化的一个缩影，即：蕊柱从长到短，药床从无到有，花丝从明显到完全消失，柱头从顶生到侧生，从凹陷到伸出，蕊喙从无到十分巨大等一系列重大的变化。这在任何别的属或亚族中是没有先例的，很值得我们重视。

二、 属和属下的分类问题

上面已经提到，在鸟巢兰属(广义)已知种类中，蕊柱经历了非常重大的变化。而其中最有意义的乃是药床的形成，蕊喙的出现，柱头的侧移和花丝的消失等四项。我们知道，兰科之所以区别于别的单子叶值物，不仅仅在于有蕊柱，而更重要的是在于蕊柱结构的特殊性。事实上，除少数极原始的类群以外，蕊柱总是和顶端的药床，硕大的蕊喙，侧生的柱头以及花丝与花柱的完全合生等特征联系在一起的。这些综合特征的出现无疑是蕊柱进化的一个巨大里程碑。

在上述五种类型中，第一、二种类型的蕊柱没有药床和蕊喙，柱头是顶生的，花丝和花柱不仅没有完全合生，而且花丝下部仍然浮凸在外。这种情况在科中很少见，特别是后者，至今还没有发现别的先例。这样一种原始的蕊柱，与后三种类型的蕊柱是根本不能相提并论的。

达尔文曾对鸟巢兰属和对叶兰属（Listera）中一些种的花的结构及其传粉机制，作过很精确的观察与研究，指出了鸟巢兰与卵叶对叶兰（L. ovata）等的情况几乎完全相同。这是正确的。细胞学的研究也表明，它们的染色体数目及大小都非常相似。事实上，对叶兰属本身的蕊柱结构是相当一致的，它特别接近于上述的第三种类型。它们之间的亲缘关系似乎要比对第一、二种类型接近得多。

但是，唇瓣的构造则显示出另一种情形。只有第一种类型具辐射对称的花，即唇瓣与花瓣完全一样。而其余的都是两侧对称花。其中第二、三种类型的唇瓣较为相似，第四种类型略有不同，只有第五种类型比较特别。后者由于唇瓣不裂，貌似辐射对称的花，但实质上唇瓣与花瓣已有明显的区别，显然是属于另一种特化的类型了。

总之，唇瓣的进化和蕊柱的情况虽然有密切的关系，但并不是完全一致的。特别是在第二种类型中，它的蕊柱十分原始，但唇瓣却已经出现了。也就是说在蕊柱没有重大变化之前，唇瓣有了明显的变化。而在第三种类型中，蕊柱发生了巨大的变化，但唇瓣的变化却不很显著。在这二者之中，究竟哪一种变化更为重要呢？我们认为，蕊柱的重要性应居首位。因为它不仅是兰科区别于其他单子叶植物的特殊器官，就是在兰科之内，许多亚科和族的划分也是以蕊柱结构为主要根据的。我们不能只根据辐射对称的花，而将假兰属（Apostasia）、三蕊兰属（Neuwiedia）、金佛山兰属、梅兰属和双蕊兰属置于同一个亚族内，也不应将杓兰族和其他有囊状唇瓣的属放在一起。当然，更重要的还是根据上述五种类

型的实际情况，亦即蕊柱的变化含有四种相关的性状(药床、蕊喙、花丝和柱头)，而唇瓣的变化则没有显著的相关性状。因此，我们认为，把蕊柱的主要变化作为属一级，而将唇瓣和蕊柱的次要变化作为属下组一级来进行分类是合理的。这样，上述五种类型便可分为两个属五个组：

一. **无喙兰属** (Gen. **Archineottia** S. C. Chen)

1. **全唇组** (Sect. **Archineottia**)
2. **叉唇组** (Sect. **Furcilla** S. C. Chen)

二. **鸟巢兰属** (Gen. **Neottia** Guett.)

1. **平唇组** (Sect. **Listeroides** S. C. Chen)
2. **凹唇组** (Sect. **Neottia**)
3. **尖唇组** (Sect. **Hologlossa** S. C. Chen)

它们均为鸟巢兰亚族(Neottiinae)的成员。至此，这个亚族共包括4个属，其区别如下：

1. 腐生植物，无绿叶。
  2. 能育雄蕊2枚，1枚与中萼片对生，另1枚与中央花瓣(唇瓣)对生……………………………………1. **双蕊兰属 Diplandrorchis** S. C. Chen
  2. 能育雄蕊1枚，与中萼片对生……………………
    3. 蕊柱不具药床；花丝明显，花药生于其上；柱头顶生，凹陷；无蕊喙……………………………………2. **无喙兰属 Archineottia** S. C. Chen
    3. 蕊柱顶端具药床；无花丝，花药生于药床之内；柱头侧生或变成唇形而伸出；具巨大的蕊喙……………………………………3. **鸟巢兰属 Neottia** Guett.
1. 绿色自养植物，具2枚对生或近对生的叶……………………4. **对叶兰属 Listera** R. Br.

三、描述与说明

1. **无喙兰属**(新属) (鸟巢兰亚族)

此新属体态接近鸟巢兰属，但蕊柱不具药床及蕊喙，柱头顶生以及花丝明显，甚易区别。

体态接近于鸟巢兰属的腐生草本。茎近圆柱形，上部与花序轴均被乳突状疏柔毛，具几枚圆筒状的鞘。花具长梗，稍扭转或明显扭转，排成顶生的总状花序；3枚萼片相似，近狭矩圆形或卵状矩圆形，具1脉，外面常被细疏柔毛；2枚花瓣通常比萼片狭窄；唇瓣或为不裂的，与花瓣极相似，或先端2裂，比花瓣大。蕊柱较长，约等于花被长度的3/4，顶端扩大而成向上或稍前倾的近盘状柱头，背面具龙骨状脊；龙骨状脊粗厚，向上延伸而成稍长的花丝；无蕊喙；能育雄蕊1，位于蕊柱背面近顶端处，近直立；花药高于柱头之上，2室。花粉块2，粒粉质，无附属物，粘合疏松。子房1室。胚珠极多数。

共4种，产亚洲温带与亚热带地区。

属的模式种：无喙兰。

Archineottia S. C. Chen, gen. nov. (Subtribus *Neottieae*)

Hoc genus novum habitu *Neottiae* simile, sed columna clinandrio et rostello destituta, stigmate apicali, filamento longiusculo bene differt.

Herba saprophytica habitu *Neottiae.* Caulis subteres, superne ut inflorescentiae rhachis plus minusve papillaripilosus, vaginis nonnullis cylindricis obsitus. Flores longe pedicellati, paulo vel menifeste torti, in racemum terminalem dispositi. Sepala tria subaequalia, plus minusve anguste oblonga vel subovato-oblonga uninervia extus saepe pilosula; petala duo plerumque sepalis angustiora; labellum nunc integrum petalis simillimum, nunc apice bilobum iis majorius. Columna longiuscula, longitudine ca. 3/4 perianthii partes aequans, apice in stigma antrorsum vel paulo prorsum fere discoideum dilatata, dorso carinata, carina crassa sursum in filamentum longiusculum producta; rostellum absens; stamen perfectum unum, ad apicem dorsi columnae suberectum; anthera stigma superans, bilocularis. Pollinia duo pulveo-granulosa inappendiculata laxe cohaerentia. Ovarium uniloculare. Ovula numerosa.

Species quatuor, Asiae temperatae et subtropicae incolae.

Typus generis: **Archineottia gaudissartii** (Hand.-Mzt.) S. C. Chen.

分 种 检 索 表

1. 花被辐射对称；唇瓣先端不裂，与花瓣相似；柱头直立向上。（**全唇组** Sect. **Archineottia**）
    2. 萼片狭矩圆形，略宽于花瓣或近等宽（中国）…………………………………… 1. **无喙兰 A. gaudissartii** (Hand.-Mzt.) S. C. Chen
    2. 萼片卵状矩圆形，比花瓣宽约一倍（印度）…………………………………… 2. **印度无喙兰 A. microglottis** (Duthie) S. C. Chen
1. 花被两侧对称；唇瓣先端 2 裂，不同于花瓣；柱头稍向前倾。（**叉唇组** Sect. **Furcilla**）
    3. 唇瓣近楔形，上举，先端裂片近披针形；花丝长达蕊柱的一半（锡金）…………………………………… 3. **锡金无喙兰 A. pantlingii** (W. W. Smith) S. C. Chen
    3. 唇瓣近倒卵形，平展，先端裂片近卵形；花丝较短，长决不到蕊柱的一半（中国）…………………………………… 4. **叉唇无喙兰 A. smithiana** (Schltr.) S. C. Chen

组1. 全唇组 Sect. **Archineottia**

花被辐射对称，唇瓣与花瓣极相似。

Perianthium regulare, labellum et petala comsimilia.

1. **无喙兰**(新组合)　峭山鸟巢兰(植物分类学报)　图 1:1—2

Archineottia gaudissartii (Hand.-Mzt.) S. C. Chen, comb. nov. —— *Neottia gaudissarti* Hand.-Mzt. in Öst. Bot. Zeitschr. **4**, **86**: 302. 1937.

花的构造非常原始，近直立，仅稍微扭转，据记载为紫黄色。花被片不展开(图1—2系人为的摊开)；萼片与花瓣十分相似，但花瓣略狭些，萼片背面常有疏毛，长约 2.5—3 毫米。蕊柱长约 2—2.3 毫米，花丝与花药近等长或略短。

Handel-Mazzetti 原描述中曾记载此种有药床和蕊喙。但据我们所看到的主模式 (Holotypus) 的花和等模式 (Isotypus)(藏天津自然博物馆)的整个植株，根本没有蕊喙和药床。这可能系观察错误所致。

中国：山西省南部，沁源县至安泽县以西的岳山，海拔1500米，模式标本 Licent 12774 (Handel-Mazzetti 发表时误为 12771)系 1935 年 9 月 3 日采。关于产地，我在 1965 年曾误

为山西与河南交界处的嵴山(植物分类学报 10: 203. 1965),应予更正。

2. **印度无喙兰**(新组合) 图 1:3—4

Archineottia microglottis (Duthie) S. C. Chen, comb. nov. —— *Listera microglottis* Duthie in Journ. Proc. Asiat. Soc. Beng. **71**: 42. 1902. —— *Neottia microglottis* (Duthie) Schltr. in Engl. Bot. Jahrb. **45**: 387. 1911, in obs; Beauverd in Bull. Soc. Bot. Genèv. ser. 2, **17**: 339. 1926.

很近上种,唯一不同是 3 枚萼片比花瓣宽近一倍,背面近无毛或毛较稀少。

印度: 西北部联合省, Tehri-Garhwal, Below Mussoorie, P. W. Mackinnon 25426 (模式标本)。

组 2. **叉唇组** Sect. **Furcilla** S. C. Chen, sect. nov.

花被两侧对称,唇瓣先端 2 裂。

Perianthium zygomorphicum, labellum apice bilobum.

组的模式种: **叉唇无喙兰 A. smithiana** (Schltr.) S. C. Chen

3. **锡金无喙兰**(新组合) 图 1:5—6

Archineottia pantlingii (W. W. Smith) S. C. Chen, comb. nov. —— *Aphyllorchis pantlingii* W. W. Smith in Rec. Surv. Bot. Ind. **4**: 243. 1911. —— *Neottia pantlingii* (W. W. Smith) Tang et Wang in Acta Phytotaxon. Sinica **1**: 66. 1951.

此种的蕊柱背面的龙骨状脊很宽,上部的花丝也较长,貌似整条花丝以下部靠合于蕊柱上。这种情况在整个兰科中是极罕见的。这种离生的花丝长可达蕊柱一半以上,很容易识别。

锡金: Lachen and Zemu 山谷, W. W. Smith et Cave 1020 (模式标本)。

4. **叉唇无喙兰**(新组合) 无喙鸟巢兰(中国高等植物图鉴) 图 1:7—8

Archineottia smithiana (Schltr.) S. C. Chen, comb. nov. —— *Neottia smithiana* Schltr. in Rep. Sp. Nov. Fedde **19**: 375. 1924; Icon. Cormophyt. Sinic. **5**: 646, t. 8122. 1976. —— *N. kungii* Tang et Wang in Bull. Fan Mem. Inst. Biol. Bot. ser. **7**: 6. 1936.

和上种相似,但花丝要短得多,一般不到蕊柱长度的 1/3, 有些更短。但唇瓣较宽大,长 6—8 毫米,中部宽约 2.5 毫米。很容易区别于上种。花期 7—9 月。

中国: 四川: 木里, Kingdon Ward 4885 (模式标本); 无详细地点, 吴中伦 12331。陕西: 洋县,孔宪武 3567; 黄龙山, 傅坤俊 3332。海拔 1500—3000 米。生于林下或灌丛下。

2. **鸟巢兰属**

Neottia Guett. in Hist. Acad. Sci. Paris 1750, Mêm.: 374. 1754, nom. cons.

和无喙兰属体态很相似。但在蕊柱顶端有药床,花药移至药床之内,不与蕊柱背脊相连接。柱头凹陷或呈唇形伸出,侧生;没有花丝,但蕊喙十分大,常常与花药大小相等。花明显扭转。

共 10 种,主要产亚洲温带地区和亚热带山地,仅 1 种见于欧洲。

属的模式种: **鸟巢兰 N. nidus-avis** (L.) L. C. Rich.

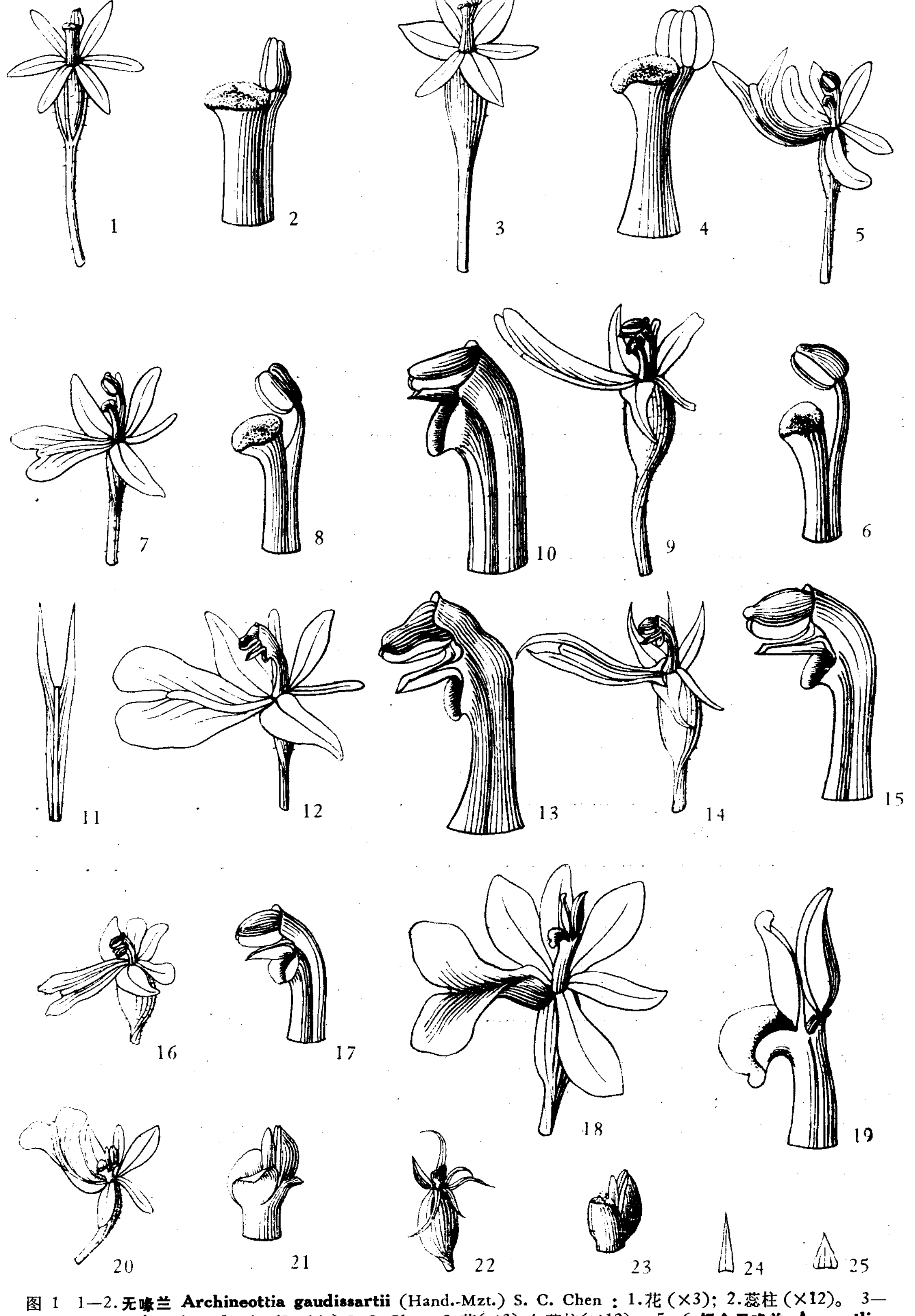


图 1 1—2.**无喙兰 Archineottia gaudissartii** (Hand.-Mzt.) S. C. Chen：1.花(×3)；2.蕊柱(×12)。3—4.**印度无喙兰 A. microglottis** (Duthie) S. C. Chen：3.花(×3)；4.蕊柱(×12)。5—6.**锡金无喙兰 A. pantlingii** (W.W. Smith) S. C. Chen：5.花(×3)；6.蕊柱(×12)。7—8.**叉唇无喙兰 A. smithiana** (Schltr.) S. C. Chen：7.花(×3)；8.蕊柱(×12)。9—10.**高山鸟巢兰 Neottia listeroides** Ldl.：9.花(×3)；10.蕊柱(×12)。11.**堪察加鸟巢兰 N. camtschatea** (L.) Rchb. f.：唇瓣(×3)。12—13.**大花鸟巢兰 N. megalochila** S. C. Chen：12.花(×3)；13.蕊柱(×12)。14—15.**耳唇鸟巢兰 N. tenii** Schltr.：14.花(×3)；15.蕊柱(×12)。16—17.**小花鸟巢兰 N. inayatii** (Duthie) Schltr.：16.花(×3)；17.蕊柱(×12)。18—19.**鸟巢兰 N. nidus-avis** (L.) L. C. Rich.：18.花(×3)；19.蕊柱(×12)。20—21.**短唇鸟巢兰 N. brevilabris** Tang et Wang：20.花(×3)；21.蕊柱(×12)。22—25.**尖唇鸟巢兰 N. acuminata** Schltr.：22.花(×3)；23.蕊柱(×12)。24—25.唇瓣(×3)。

分 种 检 索 表

1. 唇瓣先端2裂；蕊柱（不包括其上的花药与蕊喙）长1—2毫米或更长，明显比着生于其上的花药为长。
  2. 唇瓣基部不凹陷成浅杯状，先端两裂片向前叉开，彼此交成锐角或近平行；蕊喙向前伸出；柱头凹陷；花药俯倾。（**平唇组** Sect. **Listeroides**）
    3. 唇瓣基部两侧无耳。
      4. 花大，萼片与花瓣长4.5—6毫米；唇瓣长9—13毫米。
        5. 唇瓣狭倒卵状矩圆形或楔形，分叉处宽不及5毫米；花药与蕊喙紧靠在一起。
          6. 唇瓣狭倒卵状矩圆形，基部宽约为上部的1/2（中国、锡金、克什米尔）…………………………………………………………………… 1. **高山鸟巢兰 N. listeroides** L.
          6. 唇瓣楔形，基部宽不及上部的1/4（中国、苏联）……………………………………………………………………2. **堪察加鸟巢兰 N. camtschatea** (L.) Rchb. f.
        5. 唇瓣倒卵形，分叉处宽6—9毫米；花药与蕊喙之间有明显空隙（中国）…………………………………………………………………… 3. **大花鸟巢兰 N. megalochila** S. C. Chen
      4. 花小，萼片与花瓣长约2毫米；唇瓣长3.5—4毫米（巴基斯坦、克什米尔）………………………………………………………………………4. **小花鸟巢兰 N. inayatii** (Duthie) Schltr.
    3. 唇瓣基部有一对向侧后方伸展的耳（中国）…………………… 5. **耳唇鸟巢兰 N. tenii** Schltr.
  2. 唇瓣基部凹陷成浅杯状，先端两裂片向左右两侧伸展，彼此交成钝角或几成180°；蕊喙近直立；柱头呈唇形伸出，多少2裂；花药直立或近直立（**凹唇组** Sect. **Neottia**）
    7. 花大，萼片与花瓣长3.5毫米以上；唇瓣长5—5.5毫米，先端裂片长2—3毫米。
      8. 茎上部和花序轴通常有乳突状疏柔毛；唇瓣的分裂部分与不裂部分一般近等长（中国、日本、苏联、朝鲜）……………………………………6. **凹唇鸟巢兰 N. papilligera** Schltr.
      8. 植株通常全部无毛；唇瓣的裂片一般短于不裂部分（欧洲至西伯利亚西部、伊朗）…………………………………………………………………7. **鸟巢兰 N. nidus-avis** (L.) L. C. Rich.
    7. 花小，萼片与花瓣长不及3毫米；唇瓣长约4毫米，先端裂片很短，长不及1毫米（中国）……………………………………………………………8. **短唇鸟巢兰 N. brevilabris** Tang et Wang
1. 唇瓣不裂；蕊柱（不包括其上的花药与蕊喙）极短，长不及0.5毫米，明显短于着生于其上的花药（**尖唇组** Sect. **Hologlossa**）（中国、日本、朝鲜、苏联、锡金）…9. **尖唇鸟巢兰 N. acuminata** Schltr.

未详知种…………………………………………… 10. **远东鸟巢兰 N. ussuriensis** (Kom. et Nevski) Sóo

组1. **平唇组** Sect. **Listeroides** S. C. Chen, sect. nov.——*Aphyllophrys* Nevski in Kom., Fl. URSS **4**: 619. 1935 (Oct.), nom. invalidum.

唇瓣先端2裂，基部近平坦；蕊柱长于花药，花药俯倾；柱头凹陷；蕊喙平展。

组的模式种：**高山鸟巢兰**。

Labellum apice bilobum basi subplanum, columna longiuscula quam anthera incumbens longior, stigma concavum, rostellum plus minusve horizontaliter patens.

Typus sectionis: **Neottia listeroïdes** Ldl.

1. **高山鸟巢兰**（中国高等植物图鉴） 图1:9—10

Neottia listeroides Ldl. in Royle, Ill. Bot. Himal. 368. 1839, nom. nud., et Gen. et Sp. Orchid. 458. 1840; Icon. Cormophyt. Sinic. **5**: 646, t. 8121. 1976.——*N. lindle-*

yana Decne. in Jacquem., Voy. Ind. (Bot.) **4**: 163, t. 163. 1843.——*Listera lindleyana* (Decne.) King et Pantl. in Ann. Bot. Gard. Calcutta **8**: 258, t. 343. 1898.——*Neottia dongrergoensis* Schltr. in Act. Hort. Gothob. **1**: 142. 1924.

本种唇瓣狭倒卵状矩圆形，长 6—8(—9)毫米，上部宽 3—4 毫米，基部宽1.5—3毫米；先端裂片近卵形或卵状披针形，长1.5—2.5毫米，可以区别于堪察加鸟巢兰 N. camtschatea。

中国：西藏：亚东，青藏队 74—2557；错那，青藏队 751836；米林，青藏队 750946。云南：漾濞 Ducloux 7174；维西，Hand.-Mzt. 10039；中甸，中甸队 1469。四川：松潘，H. Smith 3712。甘肃：肃南，何叶祺 3660；山丹，青甘队 3357。山西：宁武，山西队 1754，1872；地点不详，唐进 1340。海拔 2500—3900 米。

印度：Simla, Jacquemont 2429; Musooree, 无号(模式标本)。

锡金与克什米尔也有分布。

上面所列的甘肃和山西的分布是间断的。但从唇瓣看确是本种，可能在甘肃南部、青海和陕西也有，还没有采到标本。

2. **堪察加鸟巢兰**(中国高等植物图鉴)　图 1:11

Neottia camtschatea (L.) Rchb. f., Icon. Fl. Germ. **13**: 146, t. 478. 1851; Icon. Cormophyt. Sinic. **5**: 645, t. 8120. 1976.——*Ophrys camtschatea* L., Sp. Pl. ed. 1, 948. 1753.——*Neottia camtschatica* Spreng., Syst. **3**: 707. 1826.——*N. kamtschatica* Ldl., Gen. et Sp. Orchid. 458. 1840.

与上种相似，但唇瓣楔形，长 10—12 毫米，上部宽 1.5—2 毫米，基部更狭；先端裂片狭披针形，长 3—3.5 毫米。

中国：河北：东陵，刘瑛 11741，粟作云，无号。内蒙古：大青山，马毓泉、吴庆如 132。青海：大通，刘继孟 6531；亹源，刘继孟 6839。新疆：博克达山，刘慎谔 3325，3333b；托峰；托峰队 770055。海拔 2000—2400 米。

苏联中亚至西伯利亚地区(模式产地)也有分布。

3. **大花鸟巢兰**(新拟)　图 1:12—13

Neottia megalochila S. C. Chen, nom. nov.——*N. grandiflora* Schltr. in Notes Bot. Gard. Edinb. **5**: 104, pl. 80. 1912, non Hook. in Bot. Mag. **54**: t. 2730. 1827, et **57**: t. 2956. 1830.

本种唇瓣特别大，近倒卵形，长 8.5—12 毫米，上部宽 6—9 毫米，很容易辨认。

中国：云南：丽江，Forrest 2653 (模式标本)；中甸，中甸队 1295。四川：大金，李馨 78197，森经队 3821；康定，关克俭、王文采等 532。

4. **小花鸟巢兰**(新拟)　图 1:16—17

Neottia inayatii (Duthie) Schltr. in Engl. Bot. Jahrb. **45**: 387. 1911, in obs.; Beauverd in Bull. Soc. Bot. Genèv. ser. 2, **17**: 339. 1926.——*Listera inayati* Duthie in Journ. Proc. Asiat. Soc. Beng. **71**: 41. 1902.——*L. kashmiriana* Duthie in Ann. Bot. Gard. Calcutta **9**: 153. 1906.——*Neottia kashmiriana* (Duthie) Schltr. l. c.; Beauverd, l. c.

这个种花非常小，直径只有 2.5—3.5 毫米，而且药床比较宽阔，后缘伸出较长，可以区

别于组中其他种类。

巴基斯坦：Hazara, Inayat Khan 22596（副模式标本）。

克什米尔：无详细地点，Inayat Khan 23572，

5. **耳唇鸟巢兰**(新拟) 图 1:14—15

Neottia tenii Schltr. in Rep. Sp. Nov. Fedde **19**: 376. 1924.

本种和高山鸟巢兰 N. listeroides 极为相近，花及蕊柱的构造几乎完全相同，唯一的不同是唇瓣基部有一对披针状三角形的耳，向侧后方伸出。在属中也只有本种唇瓣基部有耳。

中国：云南，盐丰，Simeon Ten 52（模式标本）。

组 2. **凹唇组** Sect. **Neottia**——*Nidus* Nevski in kom., Fl. URSS **4**: 617. 1935,

唇瓣先端 2 裂，基部凹陷成浅杯状；蕊柱长于花药，花药近直立；柱头呈唇形伸出；蕊喙近直立。

Labellum apice bilobum, basi cyathiformi-concavum, columna longiuscula quam anthera suberecta longior, stigma labiato-exsertum, rostellum suberectum.

6. **凹唇鸟巢兰**(新拟) 大燕巢兰(东北植物检索表)

Neottia papillîgera Schltr. in Rep. Sp. Nov. Fedde **16**: 356. 1920; Nevski in Kom., Fl. URSS **4**: 618, pl. 38, f. 5. 1935；刘慎谔等，东北植物检索表 594. 1959.——*N. nidus-avis* (L.) L. C. Rich. var. *manshurica* Kom. in Act. Hort. Petrop. **20**: 528. 1901; Ohwi, Fl. Jap. 332. 1965.

和鸟巢兰 N. nidus-avis 非常接近，据记载植株上部有乳突状毛，大多数学者均以此作为区别于鸟巢兰的主要根据。但我国产黑龙江带岭一带的标本却接近于无毛。此外，本种唇瓣分裂部分约占全长的一半，而鸟巢兰则不到 1/3。很可能本种仅仅是一个地理亚种而已。需要作进一步的研究。

中国：黑龙江，带岭，刘慎谔等 7493；吉林也产。

模式标本产于日本，朝鲜与苏联西伯利亚及远东地区也有分布。

7. **鸟巢兰** 图 1:18—19

Neottia nidus-avis (L.) L. C. Rich., Orch. Eur. Annot. (Mem. Mus. Hist. Paris 4: 59. 1818.) 37. 1817.——*Ophrys nidus-avis* L., Sp. Pl. ed. 1, 945. 1753.

本种比较广布，种内的变异也较大，曾被分为许多类型，如 f. glandulosa Beck（茎上部至子房密被短腺毛），f. pallida Wirtg.（植株亮黄色至白色），f. sulphurea Weiss.（植株硫黄色），f. nivea P. Magn.（植株雪白色），var. macrostelis Peterm.（蕊喙长），var. brachystelis Peterm.（蕊喙短）等。

产欧洲至西伯利亚西部。最近在伊朗也有发现。

8. **短唇鸟巢兰**（新拟） 图 1:20—21

Neottia brevilabris Tang et Wang in Acta Phytotaxon. Sinica **1**: 65. 1951.

本种花小，萼片长约 3 毫米，花瓣长约 2.8 毫米，唇瓣长 4—5 毫米，很容易区别于上述两种。

中国：四川，城口，海拔 1800 米，Farges 1500（模式标本）。

组3. **尖唇组** Sect. **Hologlossa** S. C. Chen, sect. nov.—— *Lindleyanthus* Nevski in Kom. Fl. URSS **4**: 619. 1935 (Oct.), nom. invalidum.

唇瓣不裂，基部平坦；蕊柱极短，短于花药，花药直立；柱头薄片状，直立；蕊喙直立。

组的模式种：**尖唇鸟巢兰**。

Labellum integrum, basi planum, columna brevissima quam anthera erecta longior, stigma lamellare erectum, rostellum erectum.

Typus sectionis: **Neottia acuminata** Schltr.

9. **尖唇鸟巢兰**（中国高等植物图鉴）　图 1:22—25

Neottia acuminata Schltr. in Act. Hort. Gothob. **1**: 141. 1924; Icon. Cormophyt. Sinica **5**: 645, t. 8119. 1976.—— *N. micrantha* Ldl., Gen. et Sp. Orchid. 458. 1840, nec Llave et Lex (1824—25), nec G. Don (1839).—— *Aphyllorchis parviflora* King et Pantl. in Journ. Asiat. Soc. Beng. **65**: 128, pl. 2. 1896.—— *Neottia parviflora* (King et Pantl.) Schltr., l. c., non J. E. Smith (1813).—— *N. asiatica* Ohwi in Bot. Mag. Tokyo **45**: 384. 1931.—— *N. subsessilis* Ohwi, l. c. p. 385.—— *N. oblonga* Tang et Wang in Acta Phytotaxon. Sinica **1**: 66. 1951.

本种唇瓣的形状可以从披针形到近卵形，先端钝、急尖或长尾状，上面有 1 或 3 条脉。由于形态变化较大，过去曾被分为 4 个独立的种。但经过大量标本的详细比较，可以找到一系列的过渡类型，而且在同一植株上也有变化，所以予以归并。

中国：西藏：米林，青藏队 74—2989，74—3040；波密，应俊生、洪德元 650922；察瓦龙，王启无 65230，65465，65762，66266，66298，66312。云南：Forrest 1024，2274，6017，丽江，王启无 70812；俅江上游峡谷，俞德浚 19605。四川：木里，俞德浚 7533，7566；大金，李馨 77575；康定，关克俭、王文采等 410。青海、亹源，刘继孟 6829。甘肃：夏河，王作宾 7461；穷沙，王作宾 5508。河北：小五台山，王启无 61677，刘瑛 11347。以及山西、陕西等省。

锡金：Lachoong Valley, Pantling 383.

日本：Faurie 7348.

朝鲜和苏联西伯利亚地区也有分布。

10. **远东鸟巢兰**（新拟）

Neottia ussuriensis (Kom. et Nevski) Soó in Ann. Univ. Sci. Budapest Biol. **11**: 58. 1969.—— *Holopogon ussuriensis* Kom. et Nevski in Kom., Fl. URSS **4**: 751. 1935.

这是一个未详知种。据原作者的意见，它与尖唇鸟巢兰 N. acuminata 相近，而唐进、汪发缵教授[12]甚至认为两者是同一物。但从产地和原描述看，似与双蕊兰 Diplandrorchis sinica S. C. Chen 更近，特别是具有 2 枚斜歪的侧萼片以及唇瓣的形状等，不过只有 1 枚能育雄蕊而已。是不是尖唇鸟巢兰与双蕊兰之间的自然杂种呢？似有这种可能性。但由于没有看到模式标本，难以作出确切的判断。

产苏联远东地区波谢特（模式产地）。

主 要 参 考 文 献

[1] 陈心启，一个原始的兰科新属进兰属及其在系统发育上的意义，植物分类学报，**10** (3):193—206，1965。
[2] 陈心启，梅兰属——兰科的一个原始新属。植物分类学报 **16** (4):82—85，1978。
[3] 陈心启，双蕊兰属——一个极其原始和系统发育上有重要意义的兰科新属，植物分类学报 **17** (1):1—6，1979。
[4] Darwin, C., The fertilization of orchids by insects. 1st and 2nd ed. 1862, 1877.
[5] De Vogel, E. F., Monograph of the tribe Apostasieae (Orchidaceae). *Blumea* **17**: 313—350. 1969.
[6] Dressler, R. L. and Dodson, C. H., Classification and phylogeny in the Orchidaceae.. *Ann. Miss. Bot. Gard.* **47**: 25—68. 1960.
[7] Garay, L. A., On the origin of the Orchidaceae (1)., *Bot. Mus. Leafl. Harvard Univ.* **19**: 57—96. 1960.
[8] ——————, On the origin of the Orchidaceae (2)., *Journ. Ann. Arbor.* **53**:202—215. 1972.
[9] Rolfe, R. A., A monographical and systematic review of the Apostasieae., *Journ. Linn. Soc. Bot.* **25**: 211—243. 1890.
[10] Schlechter, R., Die Polychondreae (Neottiinae Pfitz.) und ihre systematische Einteilung., *Engl. Bot. Jahrb.* **45**: 375—410. 1911.
[11] Tahbaz, F. and Tabanden, E., Extension of area for Neottia nidus-avis., *Adansonia* **15**: 251—253. 1975.
[12] Tang et Wang, Materiae ad Orchidaceas orientali-asiaticas. (Mss.)
[13] Vermeulen, P., The different structure of the rostellum in Ophrydeae and Neottieae., *Act. Bot. Neerl.*, **8**: 338—355, 1959.

THE COLUMN TYPES OF NEOTTIA AND ARCHINEOTTIA OF THE FAMILY ORCHIDACEAE AND THEIR TAXONOMIC AND PHYLOGENETIC SIGNIFICANCE

CHEN SING-CHI
(*Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract

The column is the most characteristic part of an orchid flower. It is considered to be formed by the union of stamens with a central style and stigma. In the *Apostasieae*, for example, the column is rather primitive in the stamens and style only partially united, whereas in the majority of higher orchids it becomes more advanced through a complete union of them into a single organ. Within the family, indeed, the column structure is greatly diversified and of great taxonomic significance.

It is interesting to note that a great range of diversity of column structure is found in *Neottia* (sensu lato), a small but widespread genus consisting of 14 species, about two thirds of which, however, are of local occurance and seem to be little known to many botanists. In some species of this genus we find a very primitive column structure which is quite unique in the family, while in the others it is much more complicated. In all, five types of their column structure can be distinguished as fol-

lows: (1) column rather longer; anther erect with a short filament attached to the back of the column near the apex; stigma terminal; neither clinandrium nor rostellum; (f. 2, 4) (2) as the preceding, except for the stigma more or less curved foreward and filament longer; (f. 6, 8) (3) column rather longer with a clinandrium at its summit, upon which a sessile and incumbent anther sits; rostellum large, horizontally projecting out over the concave stigma situated in the front of the column; (f. 10, 13, 15, 17) (4) as the preceding, except for the anther and rostellum almost erect, and the stigma more or less bilabiate; (f. 19, 21) (5) column very short; anther and rostellum erect; stigma lamellate, erect, reflexed and almost clasping the rostellum. (f. 23) In these five types, with the exception of the first one in which the labellum (the median petal) is very similar to the lateral petals, they all possess zygomorphic perianth with labellum bilobed or entire which is quite different from the two lateral petals.

Here, we see a great change in the column structure from one form with stamen and style not fully united to another form in which they have been well fused. Speaking strictly, these are two sorts of entirely different column structure. The former one, represented by (1) and (2) as stated above, is, in fact, an incomplete or a very primitive column in having a terminal stigma and an erect stamen with its free filament attached to the back of the column, and the absence of clinandrium and rostellum. Furthermore, there exists on the back of the column a thick ridge with its upper end joined to the filament, with which it is of the same texture and appearance. In *Neottia pantlingii* (= *Archineottia pantlingii*) the free filament is even rather longer than the ridge, (f. 6) while in the other three species (f. 2, 4, 8) they are shorter. It is in my opinion the lower part of the filament adnate to the compound style or column. This is another fact of interest perhaps not occuring in any other living orchids. On the other hand, the latter one, represented by (3), (4) and (5), is a more advanced column structure, in which a higher level of specialisation with well-developed clinandrium and rostellum is reached. The stigma becomes shallow depressed on the anterior side of the column, or sometimes in the form of somewhat a bilabiate lip projecting out before or under the long rostellum. This is apparently a complete column both in structure and function quite different from the former and, contrarily, much like that of *Listera*.

Basing upon the facts just mentioned, we may subdivided *Neottia* (sensu lato) into two distinct genera, with two and three sections respectively. They are as follows:

1. **Archineottia** S. C. Chen, gen. nov.

(1) Sect. **Archineottia**

1) **A. gaudissartii** (Hand.-Mzt.) S. C. Chen, comb. nov. (China)

2) **A. microglottis** (Duthie) S. C. Chen, comb. nov. (India)

(2) Sect. **Furcilla** S. C. Chen, sect. nov.

3) **A. pantlingii** (W. W. Smith) S. C. Chen, comb. nov. (Sikkim)

4) **A. smithiana** (Schltr.) S. C. Chen, comb. nov. (China)

2. **Neottia** Guett.

(1) Sect. **Listeroides** S. C. Chen, sect. nov.

1) **N. listeroides** (L.) Rchb. f. (China, Sikkim, Kashmir)

2) **N. camtschatea** (L.) Rchb. f. (China, Soviet Union)
3) **N. megalochila** S. C. Chen, nom. nov. (China)
4) **N. inayatii** (Duthie) Schltr. (Pakistan, Kashmir)
5) **N. tenii** Schltr. (China)

(2) Sect. **Neottia**

6) **N. papilligera** Schltr. (China, Japan, Korea, Soviet Union, Sikkim)
7) **N. nidus-avis** (L.) L. C. Rich. (Europe, Iran, Western Siberia)
8) **N. brevilabris** Tang et Wang (China)

(3) Sect. Hologlossa S. C. Chen, sect. nov.

9) **N. acuminata** Schltr. (China, Japan, Korea, Soviet Union, Sikkim)

Inperfectly known species:

10) **N. ussuriensis** (Kom. et Nevski) Sóo (Soviet Union)

Thus, the subtribe Neottiinae are composed of four genera, namely, *Diplandrorchis, Archineottia, Neottia* and *Listera*. The new genus *Archineottia,* as one of the most primitive genera in the family, is of great interest from a phylogenetic point of view. It shows close similarity to *Diplandrorchis* and *Neottia* in habit, but sharply distinct from them in column structure. These genera, as indicated by some authors, also show affinity in some respects with the subtribe *Limodorinae,* especially to *Tangtsinia* and *Sinorchis,* the other two quite primitive genera in the family. There is, indeed, a great need of further study of these interesting or relic genera and this, I think, would go a long way towards solving the problems concerning the origin of the *Orchidaceae.*